Gedruckt mit Unterstützung aus dem Jerome und Margaret Stonborough-Fonds

Die geographische Verbreitung der Süßwasserfische in Südeuropa

Von

Dr. Otto Koller

Vorgelegt in der Sitzung am 18. Oktober 1928

Über die geographische Verbreitung der Süßwasserfische Nord- und Mitteleuropas wurde bereits eine Anzahl von Arbeiten geliefert, welche diese Fragen nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse eingehend behandelten. Über die Gebiete Südeuropas hingegen wurde gerade in der Gruppe der Süßwasserfische in dieser Hinsicht relativ wenig gearbeitet, trotz des zweifellosen Interesses, das man ihnen in anderen Tiergruppen entgegenbrachte. Es bleibt in ichthyologischer Hinsicht derartig viel zu arbeiten übrig, daß ich hoffen kann, mit vorliegender Arbeit einiges Neues zu vermitteln, wenn auch nicht die Fragenkomplexe vollkommen zu klären.

Die Süßwasserfische sind für zoogeographische Untersuchungen in den meisten Fällen als verläßliche Faktoren zu bezeichnen. Denn schon schmale Meeresarme vermögen ihre Verbreitung einzuschränken. Auch sind ihre Eier so empfindlich, daß bei ihnen eine Übertragung durch Wasservögel und dergleichen nicht in Betracht kommt; ebensowenig eine solche durch den Wind.

Allerdings sind nicht alle Süßwasserfischformen in zoogeographischer Hinsicht gleichmäßig verläßlich. So fallen unsere europäischen Acipenseriden vollkommen hinweg, da sie die Neigung zeigen, je nach den gegebenen Umständen sowohl im Süßwasser als auch im Seewasser zu leben. Dieselbe Neigung zeigt unter den Salmoniden der Lachs *(Salmo salar)* sowie die Meerforelle *(Trutta trutta)*; dasselbe gilt auch vom Aal *(Anguilla anguilla)*. Bei diesen Formen fällt das Hindernis trennender Meeresarme vollkommen weg, so daß ihre Verbreitung entlang den Küsten ziemlich uneingeschränkt erfolgen kann. Andere Fischformen sind deshalb vorsichtig zu verwenden, weil sie *(Cottidae, Gobiidae)* äußerst nahe Verwandtschaft zu jetzt noch im Meere lebenden Formen zeigen, so daß sie in allzujunger Zeit erst zum Süßwasserleben übergegangen sind. Zu einer Zeit also, die für eine Beschickung unseres Kontinentes vom benachbarten her in Betracht kommt, lebten sie noch an allen Küsten eines Meeres und könnten

 © Verlag Akademie der Wissenschaften, Download unter www.biologiezentrum.at

uns jetzt, nachdem sie an diesen Küsten sich an das Leben im Süßwasser angepaßt haben, seinerzeitige Landverbindungen vortäuschen, die niemals existiert hatten.

Die Wanderung der Fische und ihr Übergreifen von einem Gebiet auf das andere konnte sowohl auf aktive als auch auf passive Weise erfolgen. Die meisten Fischformen zeigen das Streben, in fließendem Wasser stromauf zu ziehen. Daher besteht die Möglichkeit, daß sie über nicht scharf ausgebildete Wasserscheiden von einem Flußlauf in den anderen gelangen können. Wir wissen nun, daß im Miozän und Pliozän, welche vor allem für maßgebende Fischwanderungen in Betracht kommen, die Wasserscheiden niedriger und unausgesprochener waren; dadurch wurde die aktive Ausbreitung erleichtert. Im übrigen änderten die Flußläufe im Wandel der Zeiten oft durch auftauchende Bodenschwellen ihre Stromrichtung, so daß jetzige Flüsse aus verschiedenen Teilen alter Systeme zusammengesetzt sind. Auf diese Weise erfolgte dann selbstverständlich die Übertragung der Fischfauna des einen Flusses auf den anderen. Schließlich bietet auch der damalige größere Wasserreichtum Grund zur Annahme, daß in vielen Fällen direkte Verbindung zwischen einzelnen Stromgebieten bestanden (wie z. B. heute noch zwischen Orinoco und Amazonas) und daß auch weit ausgedehnte Flachseen derartige Verbindungen herstellten.

Für zoogeographische Betrachtungen können selbstverständlich nur jüngere geologische Zeiträume in Betracht kommen, in welchen die Süßwasserfische bereits eine Höhe der Entwicklung erreicht hatten, in der sie unserer rezenten Fauna nahestanden. Auf Grund unserer paläontologischen Kenntnisse wissen wir, daß vom oberen Oligozän an bereits jene Fischgattungen entwickelt waren, von denen wir Arten auch heute noch vorfinden. Die Entwicklung der Arten geht bei den meisten Süßwasserfischen, wie wir aus späteren ersehen werden, überhaupt weit langsamer vor sich und erfordert größere Zeiträume, als man gewöhnlich annimmt. Seit dem unteren Pliozän können sich Arten unverändert erhalten haben und Formen, die seit dem oberen Pliozän isoliert sind, haben eine Abänderung erfahren, die wir systematisch als unterartlich bezeichnen. Allerdings gibt es auch stabile Formen, während andere wieder in leichterem Maße zur Veränderlichkeit neigen. Frühere Zeiträume als das untere Miozän sind meiner Ansicht nach deshalb für die Frage der Herkunft europäischer Süßwasserfische nicht zu berücksichtigen, weil damals die Fischfauna zu ursprüngliche und allgemeine und zu wenig spezialisierte Charaktere zeigt. Und solche Spezialisierungen sind notwendig, wollen wir die faunistischen Charakterzüge eines bestimmten Gebietes zeichnen.

Ich will nun jene Gebiete Südeuropas, welche durch natürliche Grenzen als voneinander getrennt zu bezeichnen sind, der Reihe nach besprechen und zum Schlusse sich daraus ergebende Resultate zusammenfassen.

I. Die Balkanhalbinsel.

Dieses Gebiet stellt den südöstlichsten Teil Europas dar und wird im Norden, gegen Mitteleuropa zu, durch den Gebirgszug des Balkans und im Nordwesten durch die dalmatinischen Faltengebirge hydrographisch gesondert. Der einzige Autor, welcher zusammenfassende Arbeiten über dieses Gebiet in geographischer Hinsicht lieferte, war Karaman,[1] der die balkanische Fischfauna in zwei Teile, eine ost- und eine westbalkanische teilt.

Erstere charakterisiert er, indem er sie als eine unveränderte, wenn auch verarmte Donaufauna bezeichnet, deren Formen von Norden nach Süden an Zahl abnehmen und erst in relativ junger Zeit eingewandert sein dürften. Eine einzige westbalkanische Form, *Leucos macedonicus*, ist von Westen (Dalmatien) her in das Vardarsystem eingedrungen, sonst fehlen dem Ostbalkan die für den Westbalkan charakteristischen zahlreichen endemischen Formen. Unerklärlich ist ihm, daß in Thessalien von Apostolides Donauformen gemeldet werden, welche dem Vardar bereits fehlen *(Telestes agassizii, Lota lota, Esox lucius)*.

Die westbalkanische Fauna teilt er wieder in drei Unterteile: 1. die des Prespasees, 2. des Drinsystems und 3. Dalmatiens.

Für das westbalkanische Gebiet gibt er als charakteristisch das Fehlen einer Anzahl von mitteleuropäischen Gattungen und Arten, weiters das Vorhandensein dreier Reliktengattungen *(Aulopyge, Paraphoxinus* und *Pachychilon)* an. Allen drei Unterteilen dieses Gebietes kommen gleiche Gattungen zu, wie sich auch zahlreiche nahestehende Formen in den einzelnen Wassersystemen vertreten. Bestimmend für diesen Teil ist die Süßwasserfischfauna Dalmatiens mit ihren zahlreichen endemischen Formen. Überdies zeigt er auch, daß die Vardarfischfauna, respektive mitteleuropäische Formen, nach Westen über den Prespasee bis zum Drinsystem vorgedrungen sind *(Gobio gobio, Alburnus bipunctatus, Nemachilus barbatulus)*, also auf demselben Wege, auf dem *Leucos* mit einer Form den Vardar erreicht hat.

Er ist nun wohl der Ansicht, daß die Vardarfauna infolge ihrer geringen Abweichungen von der mitteleuropäischen die jüngste balkanische Fauna und erst spät aus Mitteleuropa zugewandert sei, doch steigen ihm infolge der stetigen Abnahme der Fischarten von Osten nach Westen Zweifel an der Richtigkeit dieser Annahme auf.

Wenngleich Karaman in seiner ausgezeichneten Arbeit im allgemeinen ein richtiges Bild von den faunistischen Verhältnissen der Balkanhalbinsel gibt, so bin ich doch in Beurteilung einiger Fischformen etwas anderer Meinung.

Werfen wir, bevor wir uns der Fischfauna selbst zuwenden, einen kurzen Blick auf die paläogeographischen Verhältnisse dieses Gebietes.

---

[1] Stanko Karaman, Pisces macedoniae. Split 1924.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

uns jetzt, nachdem sie an diesen Küsten sich an das Leben im Süßwasser angepaßt haben, seinerzeitige Landverbindungen vortäuschen, die niemals existiert hatten.

Die Wanderung der Fische und ihr Übergreifen von einem Gebiet auf das andere konnte sowohl auf aktive als auch auf passive Weise erfolgen. Die meisten Fischformen zeigen das Streben, in fließendem Wasser stromauf zu ziehen. Daher besteht die Möglichkeit, daß sie über nicht scharf ausgebildete Wasserscheiden von einem Flußlauf in den anderen gelangen können. Wir wissen nun, daß im Miozän und Pliozän, welche vor allem für maßgebende Fischwanderungen in Betracht kommen, die Wasserscheiden niedriger und unausgesprochener waren; dadurch wurde die aktive Ausbreitung erleichtert. Im übrigen änderten die Flußläufe im Wandel der Zeiten oft durch auftauchende Bodenschwellen ihre Stromrichtung, so daß jetzige Flüsse aus verschiedenen Teilen alter Systeme zusammengesetzt sind. Auf diese Weise erfolgte dann selbstverständlich die Übertragung der Fischfauna des einen Flusses auf den anderen. Schließlich bietet auch der damalige größere Wasserreichtum Grund zur Annahme, daß in vielen Fällen direkte Verbindung zwischen einzelnen Stromgebieten bestanden (wie z. B. heute noch zwischen Orinoco und Amazonas) und daß auch weit ausgedehnte Flachseen derartige Verbindungen herstellten.

Für zoogeographische Betrachtungen können selbstverständlich nur jüngere geologische Zeiträume in Betracht kommen, in welchen die Süßwasserfische bereits eine Höhe der Entwicklung erreicht hatten, in der sie unserer rezenten Fauna nahestanden. Auf Grund unserer paläontologischen Kenntnisse wissen wir, daß vom oberen Oligozän an bereits jene Fischgattungen entwickelt waren, von denen wir Arten auch heute noch vorfinden. Die Entwicklung der Arten geht bei den meisten Süßwasserfischen, wie wir aus späteren ersehen werden, überhaupt weit langsamer vor sich und erfordert größere Zeiträume, als man gewöhnlich annimmt. Seit dem unteren Pliozän können sich Arten unverändert erhalten haben und Formen, die seit dem oberen Pliozän isoliert sind, haben eine Abänderung erfahren, die wir systematisch als unterartlich bezeichnen. Allerdings gibt es auch stabile Formen, während andere wieder in leichterem Maße zur Veränderlichkeit neigen. Frühere Zeiträume als das untere Miozän sind meiner Ansicht nach deshalb für die Frage der Herkunft europäischer Süßwasserfische nicht zu berücksichtigen, weil damals die Fischfauna zu ursprüngliche und allgemeine und zu wenig spezialisierte Charaktere zeigt. Und solche Spezialisierungen sind notwendig, wollen wir die faunistischen Charakterzüge eines bestimmten Gebietes zeichnen.

Ich will nun jene Gebiete Südeuropas, welche durch natürliche Grenzen als voneinander getrennt zu bezeichnen sind, der Reihe nach besprechen und zum Schlusse sich daraus ergebende Resultate zusammenfassen.

I. Die Balkanhalbinsel.

Dieses Gebiet stellt den südöstlichsten Teil Europas dar und wird im Norden, gegen Mitteleuropa zu, durch den Gebirgszug des Balkans und im Nordwesten durch die dalmatinischen Faltengebirge hydrographisch gesondert. Der einzige Autor, welcher zusammenfassende Arbeiten über dieses Gebiet in geographischer Hinsicht lieferte, war Karaman,[1] der die balkanische Fischfauna in zwei Teile, eine ost- und eine westbalkanische teilt.

Erstere charakterisiert er, indem er sie als eine unveränderte, wenn auch verarmte Donaufauna bezeichnet, deren Formen von Norden nach Süden an Zahl abnehmen und erst in relativ junger Zeit eingewandert sein dürften. Eine einzige westbalkanische Form, *Leucos macedonicus*, ist von Westen (Dalmatien) her in das Vardarsystem eingedrungen, sonst fehlen dem Ostbalkan die für den Westbalkan charakteristischen zahlreichen endemischen Formen. Unerklärlich ist ihm, daß in Thessalien von Apostolides Donauformen gemeldet werden, welche dem Vardar bereits fehlen *(Telestes agassizii, Lota lota, Esox lucius)*.

Die westbalkanische Fauna teilt er wieder in drei Unterteile: 1. die des Prespasees, 2. des Drinsystems und 3. Dalmatiens.

Für das westbalkanische Gebiet gibt er als charakteristisch das Fehlen einer Anzahl von mitteleuropäischen Gattungen und Arten, weiters das Vorhandensein dreier Reliktengattungen *(Aulopyge, Paraphoxinus* und *Pachychilon)* an. Allen drei Unterteilen dieses Gebietes kommen gleiche Gattungen zu, wie sich auch zahlreiche nahestehende Formen in den einzelnen Wassersystemen vertreten. Bestimmend für diesen Teil ist die Süßwasserfischfauna Dalmatiens mit ihren zahlreichen endemischen Formen. Überdies zeigt er auch, daß die Vardarfischfauna, respektive mitteleuropäische Formen, nach Westen über den Prespasee bis zum Drinsystem vorgedrungen sind *(Gobio gobio, Alburnus bipunctatus, Nemachilus barbatulus)*, also auf demselben Wege, auf dem *Leucos* mit einer Form den Vardar erreicht hat.

Er ist nun wohl der Ansicht, daß die Vardarfauna infolge ihrer geringen Abweichungen von der mitteleuropäischen die jüngste balkanische Fauna und erst spät aus Mitteleuropa zugewandert sei, doch steigen ihm infolge der stetigen Abnahme der Fischarten von Osten nach Westen Zweifel an der Richtigkeit dieser Annahme auf.

Wenngleich Karaman in seiner ausgezeichneten Arbeit im allgemeinen ein richtiges Bild von den faunistischen Verhältnissen der Balkanhalbinsel gibt, so bin ich doch in Beurteilung einiger Fischformen etwas anderer Meinung.

Werfen wir, bevor wir uns der Fischfauna selbst zuwenden, einen kurzen Blick auf die paläogeographischen Verhältnisse dieses Gebietes.

---

[1] Stanko Karaman, Pisces macedoniae. Split 1924.

 © Verlag Akademie der Wissenschaften, Download unter www.biologiezentrum.at

Die Balkanhalbinsel ist der westlichste Teil der alten, bis zum Quartär bestehenden Festlandmasse, der Thrako-phrygis, welche Kleinasien und die Balkanhalbinsel umfaßte und auch noch mit der Alpis in Verbindung stand. Im Norden von den Obisch-Pontischen und Sarmatischen Meeren begrenzt, stellte sie eine nach Westen vorgeschobene Halbinsel des südasiatischen Kontinentes dar; mit dem heutigen Mitteleuropa bestand keinerlei Landverbindung, doch scheint eine solche nach Osten zu ununterbrochen vorhanden gewesen zu sein. Mit Afrika findet sich wenigstens zeitweilig, sei es im Osten (Syrien) oder im Westen (sizilische Landbrücke), eine Landverbindung vor.

Diese Thrako-phrygis wurde durch einen marinen Kanal, den transägäischen Graben, in einen nördlichen und einen südlichen Teil im Gebiete der heutigen Balkanhalbinsel zerlegt. Er begann im Osten des heutigen Bosporus, ist im Gebiete der Balkanhalbinsel im Golfe von Volos festzustellen und zog von da in einer ziemlichen Geraden nach Nordwesten, um südlich der Drinmündung in die Adriatik zu münden.

Durch diesen Graben, der bis zum oberen Miozän bestand, wurden die Gebiete der nördlichen Balkanhalbinsel als Nordägäis von der übrigen Thrako-phrygis getrennt und kann nach Einbruch des Ägäischen Meeres dieser Südägäis gegenübergestellt werden. Dieser Einbruch erfolgte im oberen Pliozän und dauerte bis ins untere Quartär, so daß in dieser Zeit erst die Trennung von Südosteuropa und Kleinasien durchgeführt wurde. Schon vorher, im oberen Miozän, war im Norden die Sarmatik in ihren westlichen Teilen zurückgewichen, so daß bereits im unteren Pliozän eine Verbindung zwischen Nord- und Südosteuropa eingetreten war. Zu erwähnen ist noch, daß für das mittlere Miozän eine Landbrücke zwischen Nordwestafrika (Berberis) und dem Westbalkan angenommen wird.

Karaman behandelt in seinen Arbeiten vorwiegend das Gebiet der Nordägäis, während gerade die Südägäis uns in manchem Aufklärung geben kann.

In dieses Gebiet, im Norden von dem transägäischen Graben begrenzt, drang vom Ostbalkan keine einzige Fischform vor. Charakteristisch für die Südägäis sind zwei kleinasiatische Formen, *Parasilurus asotus*, sbsp. *aristotelis* Garman, eine Siluridenform, welche sich durch nur 4 Barteln auszeichnet und nur ganz wenig von der typischen asiatischen Form abweicht; weiters *Leucos aula*, eine *Leuciscus*-Form, welche wir ebenfalls als eine kleinasiatische Form anzusehen haben, welche (als *Leuciscus tricolor* Lortet beschrieben) bis in das östlichste Kleinasien verbreitet ist. Während diese Form sich von diesem ursprünglichen europäischen Verbreitungsgebiete weit nach Westen verbreitete, verblieb die Siluridenform im Gebiete der Südägäis, wohl aus biologischen Gründen. Die Gewässer Dalmatiens, welche ihr infolge der hydrographischen Verhältnisse allein offen gestanden waren, boten wohl keine

zusagenden Lebensbedingungen; ein Beweis dafür ist das Fehlen auch mitteleuropäischer Fische *(Esox, Silurus, Misgurnus)* dortselbst, welche zugleich mit anderen Fischformen hätten zuwandern können.

Vor allem kamen für das Vordringen in die kalten Karstgewässer, wie Karaman zeigte, Oberlaufformen in Betracht, also eurytherm anpassungsfähige Fische. Formen, welche diese Eigenschaften nicht oder nur in geringem Grade aufweisen, werden fehlen, ohne daß wir aus diesem Umstande Schlüsse auf mangelnde Zuwanderungsmöglichkeiten ziehen dürfen.

Im Gebiete der Südägäis findet sich noch eine dritte, vereinzelt dastehende Form, *Barbus albanicus* Stdr. Isoliert steht sie in bezug auf die Bildung ihrer Lippensäume. Während nämlich alle europäischen und kleinasiatischen *Barbus*-Arten einen ununterbrochenen (dreilappigen) Unterlippensaum aufweisen, ist er bei *B. albanicus* in der Mitte unterbrochen.

Barben mit den gleichen Merkmalen finden wir in Europa nur noch im südlichen Teile der Pyrenäenhalbinsel; außer Europa finden wir es als charakteristisch für die *Barbus*-Arten des nordwestlichen Afrikas und bei Formen des östlichsten Kleinasiens, welches ja stark von Afrika beeinflußt erscheint.

Es kann nun wohl kaum als ein Zufall bezeichnet werden, daß gerade an solchen Örtlichkeiten Europas Barbenformen mit Merkmalen afrikanischer Formen auftreten, von welchen wir annehmen, daß sie seinerzeit mit Afrika durch Landbrücken verbunden waren. Ich bin der Ansicht, daß *Barbus albanicus* des Westbalkans dem Formenkreise von *Barbus callensis* und *B. biscariensis* zuzuzählen, also afrikanischen Ursprungs ist und auf der für das mittlere Miozän angenommenen Landbrücke zwischen Nordafrika und dem Westbalkan nach Europa gelangt war, sich dort im Laufe der Zeit allerdings etwas abänderte.

Die dalmatinische Fauna bezeichnet Karaman als eine seit längerer Zeit wie die ostbalkanische von der mitteleuropäischen abgetrennt. Wenn wir trotzdem weniger Gattungen als im Ostbalkan vorfinden, dafür aber einen größeren Formenendemismus, so spricht dies allein schon dafür, daß die mangelhafte Besiedelung der dalmatinischen Gewässer auf ihre hochspezialisierten hydrobiologischen Verhältnisse zurückzuführen ist. Wir finden hier durchwegs nur Fischformen vor, welche auch in den höchsten Oberlauf der Flüsse emporzusteigen vermögen, welche eurytherm sind mit einer Befähigung zur kaltstenothermen Lebensweise.

Es lassen sich auch hier einige Formengruppen unterscheiden, die wohl zu verschiedenen Zeiten aus benachbarten Gebieten in das dalmatinische Gebiet gelangt waren und dementsprechend verschieden große Verschiedenheiten im Vergleich zu den Nachbarfaunen erwarben.

Als älteste Form der dalmatinischen Fischfauna, als ein nordafrikanisches Relikt, will ich die Gattung *Aulopyge* ansehen, welche

 © Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

wohl über die miozäne sizilische Landbrücke nach Europa gelangt sein muß.

Wenn wir uns einen Vertreter der einzigen Art, *A. hügeli* Heck., betrachten, so fällt uns vor allem, wie auch schon Heckel bemerkte, die *Barbus* ähnliche Gestaltung des ganzen Fischchens auf: 4 Bartfäden, ein gesägter Knochenstrahl in der Dorsale, dieselben Flossenformeln wie *Barbus* und die Bildung der Mundregion des Kopfes, wie sie Barben zeigen. Abweichend davon sind nur die Schlundzähne, welche einreihig stehen, und die Schuppenlosigkeit des Körpers.

Sind diese zwei Abweichungen durch biologische Einflüsse von Eigenschaften der Gattung *Barbus* herleitbar, so könnten wir über sie hinwegsehen und *Aulopyge* als direkt von einer Barbenform entstanden betrachten. Wenn wir nach einer *Barbus*-Art suchen, von der dies der Fall sein könnte, so zeigt uns der unterbrochene Unterlippensaum von *Au. hügeli* den Weg, da wir nur noch bei der westbalkanischen *B. albanicus*, die an *Aulopyge* in der Verbreitung direkt anschließt, dieses Merkmal vorfinden.

Betrachten wir nun die zwei oben angeführten Abweichungen genauer.

Die Schlundzähne sind sehr enge, mit der Art der aufgenommenen Nahrung verknüpfte Organgebilde, so daß sie durch eine Änderung der Nahrung wohl leicht beeinflußt werden können. Die Barben besitzen kräftige dreireihige Schlundzähne und nähren sich von allerlei Kleingetier des Grundes, sowie auch von oft harten vegetabilischen Substanzen. Wir sehen weiters, daß alle jene Formen, welche entweder bei räuberischer Lebensweise *(Squalius, Aspius)* oder bei vegetabilischer Nahrung *(Cyprinus)* hohe Anforderungen an ihr Gebiß stellen, mehrreihige, kräftige Schlundzähne aufweisen. Jene Fischformen hingegen, welche vom Grunde der Gewässer allerlei Kleingetier aufnehmen *(Leuciscus, Abramis)*, zeigen meist ein schwächliches, einreihiges Gebiß. Es ist daher denkbar, daß bei einer Änderung der Nahrung, wie es gewiß beim Übergang vom Leben in nahrungsreichen oberirdischen Flüssen zum Aufenthalt in relativ nahrungsarmen unterirdischen Wasserläufen der Fall ist, eine Rückbildung der Schlundzähne eintreten kann.

Die Schuppenlosigkeit erklärt bereits Karaman dadurch, daß das Leben in den Karsthöhlengewässern die Entstehung schuppenloser Formen bedingen kann, wie wir an der zweiten höhlenbewohnenden Gattung *Paraphoxinus* beobachten können. Hier ist uns die Möglichkeit gegeben, den Übergang von noch beschuppten Formen *(P. croaticus)* bis zur unbeschuppten *(P. alepidotus)* beobachten zu können. Im Besitze des Naturhistorischen Museums in Wien sind einige Exemplare von *P. alepidotus*, welche auf der Rückenseite an einigen Stellen wenige Schuppen tragen.

Es steht nun nichts der Annahme entgegen, daß bei *Aulopyge*, welche meiner Ansicht nach bereits länger in den Karsthöhlen

Aufenthalt genommen hat wie *Paraphoxinus*, diese Zwischenformen geschwunden und nur eine schuppenlose Endform erhalten blieb.

Ein Umstand stimmt nach unseren bisherigen Erfahrungen eigentlich nicht zu dieser Annahme. *Aulopyge* besitzt in der Seitenlinie um 70 Schleimkanäle, welche auf ebenso viele reduzierte Schuppen zurückführbar sind; d. h. *Aulopyge* ist von einer kleinschuppigen Form abzuleiten. Die Abstammung von einer großschuppigen *Barbus*-Form wäre ohne weiteres denkbar, da auch *Squalius*- und *Chondrostoma*-Arten des Karstes kleinschuppig sind, dem dalmatinischen Gebiet also überhaupt die Entstehung kleinschuppiger Formen eigentümlich zu sein scheint. Aber nun kommt die Schwierigkeit: Durch die Züchtung des Karpfen wissen wir, daß die Entstehung des schuppenlosen Lederkarpfens auf dem Weg über großschuppige Formen, den Spiegelkarpfen gegangen ist, somit die Entstehung von kleinschuppigen Formen eher als eine intensivere Entwicklung des Schuppenkleides als wie als eine zur Reduktion führende Entartung anzusehen ist. Allerdings scheint es, wie auch die Cyprinidengenera *Schizothorax* und *Diptychus* zeigen, zwei verschiedene Wege zur Erreichung desselben Zieles zu geben, wofür wir ja auch aus der Entwicklungsgeschichte genügende Beispiele besitzen.

Trotz dieser Bedenken möchte ich doch bei der Ansicht bleiben, daß die Annahme berechtigt ist, daß aus derselben afrikanischen *Barbus*-Form, welche sich im Gebiet südlich des ehemaligen transägäischen Grabens als *Barbus* erhielt und zur Art *albanicus* wurde, in den veränderten Lebensverhältnissen der unterirdischen Karstgewässer das Genus *Aulopyge* entstand.

Aus diesem Beispiele können wir noch eine andere, für Entstehung neuer Fischfaunen wichtige Tatsache entnehmen, daß nämlich Gattungen von Süßwasserfischen für ihre Abspaltung und Entwicklung eine Zeit beanspruchten, welche mindestens vom Miozän bis zur Gegenwart dauerte. Wenn wir daher irgendwo endemische Gattungen vorfinden, so können wir im allgemeinen annehmen, daß die Isolierung des betreffenden Erdstriches seit dem Miozän stattgefunden hatte.

Ungefähr dasselbe wie das eben über *Aulopyge* Gesagte gilt für das Genus *Paraphoxinus*. Auf dem Westbalkan sowie auf der Pyrenäenhalbinsel treffen wir diese Formen und sie besitzt somit eine ähnliche Verbreitung wie *Barbus albanicus*. In Dalmatien ist diese Form an das Höhlenleben angepaßt und bildete eine schuppenlose Form, von der zahlreiche Zwischenformen zur beschuppten überleiten. Auf der Pyrenäenhalbinsel findet sich bloß eine beschuppte *(P. hispanicus* Steind.) vor.

Es ist die Möglichkeit gegeben, daß *Paraph.* von einer ursprünglichen Cyprinidenart abzuleiten ist, welche zugleich auch die Stammform des weit über Nordafrika verbreiteten Genus *Phoxinellus* war. Und diese Gattung zeigt eine Anzahl von

© Verlag Akademie der Wissenschaften, Download unter www.biologiezentrum.at

gemeinsamen Merkmalen, so daß eine derartige Herkunft von *Paraphoxinus* nicht von der Hand zu weisen ist, wenn wir uns das bei *Barbus albanicus* und *Aulopyge* Gesagte vor Augen halten.

Berg hat allerdings die Ansicht ausgesprochen, daß *Paraphoxinus* vom zentralasiatischen Genus *Oreoleuciscus* abzuleiten wäre und begründet dies mit einer weitgehenden Ähnlichkeit der beiden Gattungen. Mein wichtigstes Gegenargument ist die eigenartige Verbreitung der Gattung *Paraphoxinus* in Europa, da keine Ursache vorhanden ist, anzunehmen, daß eine zugewanderte zentralasiatische Form gerade auf der Pyrenäenhalbinsel und auf dem Westbalkan erhalten geblieben ist. Hingegen sind die Unterschiede zwischen *Phoxinellus* und *Paraphoxinus* derartig gering und die Überleitung von der beschuppten nordafrikanischen *Phoxinellus*-Form über die ebenfalls beschuppte, oberirdisch lebende *P. hispanicus* zu den mehr und mehr schuppenlosen unterirdisch lebenden dalmatinisch-westbalkanischen Formen so leicht vorzustellen, daß ich sie als wahrscheinlich annehmen möchte.

Neben diesen beiden alten Gattungen, welche wahrscheinlich nordafrikanischen Ursprungs sein dürften, finden wir im dalmatinischen Gebiet eine Anzahl von Formen vor, welche mitteleuropäischen sehr nahe stehen und deren Ableitung von solchen nicht schwer ist.

Wenn wir den Zeitpunkt betrachten, der für eine Besiedelung Dalmatiens von Norden her mit Süßwasserfischen in Betracht kam, so müssen wir als den frühesten das untere Pliozän ansehen, da damals die westliche Sarmatik bereits weit genug nach Osten zurückgewichen war, um ein Vordringen von Süßwasserfischen zu gestatten. Vor allem drangen zuerst wohl eurytherme Oberlaufformen vor, und zwar die Gattungen *Barbus, Squalius, Chondrostoma Telestes* und *Scardinius.* Von all diesen Gattungen finden wir heute endemische Arten vor, welche vikariierende Arten zu mitteleuropäischen Formen bilden: *Barbus meridionalis, Squalius cavedanus* und *polylepis, Chondrostoma reiseri* und *phoxinus, Telestes polylepis, Scardinius scardafa* und *plotizza.*

In ganz junger Zeit erst, wahrscheinlich postglazial, wanderten dann die Oberlaufformen *Cobitis taenia* und *Phoxinus phoxinus* in die Karstgewässer von Norden ein; sie zeigen nicht die geringsten Abweichungen gegenüber den entsprechenden mitteleuropäischen Formen.

Aus diesen Verhältnissen geht hervor, daß nur dann neue Arten sich entwickeln konnten, wenn die Isolierung von der Stammform seit Beginn des Pliozäns währt. Trat eine solche erst im oberen Pliozän ein, so kam es bis zur Jetztzeit bloß zu einer unterartlichen Trennung. Postglaziale Isolierungen führten zu keiner besonderen systematischen Trennung, außer es waren die Veränderungen in den Lebensbedingungen besonders kraß (Coregonen).

So hätten wir, wenn wir das bei *Aulopyge* von der Entwicklung der Gattungen Gesagte hinzufügen, eine ungefähre Vor-

stellung von der Entwicklungsdauer, welche die einzelnen systematischen Werte benötigen.

In Dalmatien kommt noch eine Fischform vor, die Gattung *Pachychilon*, welche in ihrer systematischen und zoogeographischen Stellung in Europa und den benachbarten Erdteilen vollkommen isoliert dasteht. Dieses Cyprinidengenus zeigt den Körperbau, die Flossenformeln, Beschuppung und die Schlundzähne der Gattung *Leucos*, doch ist die Bildung des Vorderkopfes und der Schnauze die der Gattung *Barbus*, ohne daß aber deren Barteln vorhanden wären. Diese Form lebt im Drinsystem, also in einem Gebiet, das zwischen dem von *B. albanicus* und *Aulopyge* gelegen ist; der ununterbrochene Lippensaum weist aber zu mitteleuropäischen *Barbus*-Formen. Wir finden zwar auch in Afrika *Barbus*-Arten mit ähnlich verkümmerten Barteln, doch läßt sich bei einer solchen Ableitung keine Erklärung für die rückgebildeten Schlundzähne finden, da *Pachychilon* eine vollkommen normale, oberirdische Lebensweise führt.

Ich muß feststellen, daß es mir vollkommen unmöglich ist, eine Verwandtschaft dieser Gattung mit irgendeiner benachbarten feststellen zu können.

Während zwischen der Südägäis und dem Ostbalkan nicht der geringste Formenaustausch erfolgte, fand ein solcher zwischen jenem Gebiet und Dalmatien immerhin statt. *Leucos aula* drang nach Norden vor und verbreiteie sich weit über die Grenzen des westbalkanischen Gebietes nach Westen. Anderseits finden wir in den griechischen Flüssen *Barbus meridionalis*, *Scardinius scardafa* und *Squalius cavedanus svallize*, also dalmatinische Formen vor.

Der östliche Teil der Balkanhalbinsel, welcher durch im allgemeinen von Norden nach Süden streichende Höhenzüge vom westbalkanischen Gebiet getrennt wird, wurde erst in jüngerer Zeit von Mitteleuropa aus mit Süßwasserfischen besiedelt. Bis zum mittleren Pliozän stellte das Gebiet der heutigen rumänischen Tiefebene einen Arm des Pontischen Meeres dar, welcher es den europäischen Formen unmöglich machte, über das Balkangebirge nach Süden zu gelangen. Wenn auch gleich damals alle diese Gebirge nicht die Höhe aufgewiesen haben dürften, die sie in der Jetztzeit besitzen, so bildeten sie doch jedenfalls ein Hindernis für eine Ausbreitung der Süßwasserfische mit.

Diese Besiedelung erfolgte ohne Zweifel bereits präglazial, als die westlichen Teile der Pontik, welche das Gebiet nördlich und östlich des Balkanzuges bedeckt hatten, infolge einer fortschreitenden Verlandung und eines Sinkens des Meeresspiegels ausgesüßt wurden. Es blieben große, höchstens brackige Flachseen übrig, welche eine rasche Ausbreitung der Süßwasserfiische ermöglichten.

Die Annahme einer so frühen Besiedelung im mittleren Pliozän erscheint auf den ersten Blick unwahrscheinlich, weil die

 © Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

heutige Fauna des Ostbalkangebietes fast keine Unterschiede und Veränderungen gegenüber der mitteleuropäischen Fischfauna aufweist. Und solche müßten nach dem bisher Gesagten verhanden sein, wie wir auch bei den übrigen Gebieten der Balkanhalbinsel gesehen haben. Denn es fällt auch der östliche Teil der Balkanhalbinsel unter den Einfluß der Eiszeit, welche die südlichen Gebiete Europas mit geschlossenen Eismassen verschonte, somit die Entwicklung der Fischfaunen nicht unterbrach, so daß sich hier alle endemischen Formen ungestört entwickeln konnten; in Mittel- und Nordeuropa aber wurde durch die Eismassen die Entwicklung aller nicht kaltsthenothemen Fischformen unmöglich gemacht und alle anders beschaffenen Fischarten abgedrängt. Das Fehlen endemischer Formen auf dem Ostbalkan wäre daher ein Zeichen einer erst postglazialen Besiedelung, wenn hier nicht ein Faktor hinzutreten würde, der diese aus der Regel fallende Erscheinung erklären würde.

Es bestand nämlich seit der Besiedelung des Ostbalkans von Mitteleuropa eine faunistische Trennung zwischen den beiden Gebieten bis in die jüngere Zeit überhaupt nicht. Denn gerade dieses Flachseengebiet östlich des Balkangebirges stellte wohl ein Reservoir für die durch die Eiszeit abgedrängten mitteleuropäischen Fische dar, welche dann nach Schwinden der Eiszeit, wie Karaman zeigte, von Osten nach Westen Europa wiederbesiedelten. Also ist für das Fehlen endemischer Formen auf der Osthälfte der Balkanhalbinsel nicht späte Besiedelung, die unverständlich wäre, sondern mangelnde Isolierung verantwortlich zu machen.

Schließlich möchte ich noch erwähnen, daß wir über die Süßwasserfische der Halbinsel Morea so gut wie gar nichts wissen; ich glaube jedoch, daß wir nach dem bisher Gesagten hier thrako-phrygische Formen antreffen werden.

Zusammenfassend ist über die Balkanhalbinsel folgendes zu sagen: Die ursprünglich älteste Fischfauna der Thrako-Phrygis ist im Süden der Balkanhalbinsel südlich des ehemaligen transägäischen Grabens in zwei kleinasiatischen Formen erhalten; zu diesen tritt ebendort eine über die miozäne afrikanische Landbrücke zugewanderte Form, welche im Gebiete Dalmatiens starke generische Umbildung erfuhr, hier aber ziemlich ursprünglich erhalten blieb.

Die Fischfauna Dalmatiens zeigt neben dieser afrikanischen Form noch eine zweite, ebenfalls generisch verändert. Daneben finden wir zugewanderte mitteleuropäische Formen, welche seit dem unteren Pliozän spezifische Veränderungen erfahren haben, somit endemische Formen darstellen.

Erst im mittleren Pliozän, nach Zurückweichen des pontischen Meeres vom Ostrande des Balkans, konnten mitteleuropäische Formen nach den östlichen Teilen der Halbinsel gelangen, behielten jedoch infolge mangelnder Isolierung während der Eiszeit mitteleuropäischen Charakter.

II. Die Apenninenhalbinsel.

Erst spät, im oberen Pliozän, trat die Apenninenhalbinsel nach Verlandung der heutigen Po-Ebene mit Mitteleuropa in Verbindung und wurde für europäische Süßwasserfische erreichbar.

Wir können daher vermuten, daß die endemischen Formen, welche diese Halbinsel aufweist, jüngeren Ursprungs und nur subspezifisch getrennt sein werden. Allerdings trat die Halbinsel nicht nur mit Mitteleuropa in Verbindung, sondern es war auch eine Einwanderung dalmatinischer Formen möglich. Auf jeden Fall sehen wir, daß sich infolge dieser jungen Besiedlung keine einzige endemische Gattung oder Untergattung und kaum eine gute endemische Art entwickeln konnte; alle Fischformen der Halbinsel sind leicht von Nachbarformen herzuleiten. Leider gibt uns die zoologische Nomenklatur in dieser Hinsicht ein unrichtiges und verwirrendes Bild; denn weil die Apenninenhalbinsel ichthyologisch früher durchgearbeitet wurde als der Balkan, ja selbst als Mittel- und Osteuropa, so geben italische Unterarten, welche von Formen jener Gebiete herstammen, den Namen der Art, und die ursprüngliche mitteleuropäische Form erscheint bloß als eine Unterart. Also gerade das Gegenteil vom wirklichen Gange der Entwicklung.

Die Fischfauna der Apenninenhalbinsel setzt sich aus Elementen einiger Nachbargebiete zusammen, welche ich im folgenden behandeln will.

Vor allem kommt der Einfluß in Betracht, den im oberen Pliozän Mitteleuropa auf das Gebiet ausübte. Eine Anzahl von Gattungen sind durch vikariierende Unterarten auf der Halbinsel vertreten; diese Unterarten wurden wohl als Arten beschrieben, sind jedoch, wie bei allen bereits festgestellt, nur unterartlich zu unterscheiden.

Barbus plebejus ist eine Unterart von *Barbus barbus* Mitteleuropas, *Leuciscus pygus* eine solche von *L. virgo, Telestes savignyi* von *T. agassizii, Chondrostoma genei* und solche von *Ch. nasus, Alburnus alburnellus* und *fracchia* von *Alb. lucidus;* wir sehen daraus, daß die Veränderungen, welche die zugewanderten mitteleuropäischen Formen auf der Halbinsel im Laufe des Quartärs erfahren haben, relativ gering sind.

Die dalmatinische Fauna beteiligte sich ebenfalls in ganz erheblichem Maße durch Zuwanderung von Osten an der Bildung der Apenninenfauna. Wir können annehmen, daß alle jene Formen Dalmatiens, welche wir auf der Apenninenhalbinsel vorfinden, sich eben in Dalmatien differenziert hatten, daß also bei gemeinsamen Formen wohl dieses Land als Ursprungsgebiet in Betracht kommt. Denn es ist in weit erheblicherem Maße zur Bildung von Lokalformen geeignet, wie wir aus früherem entnommen haben. Weiters müssen wir uns auch vor Augen halten, daß die Cypriniden, um die es sich in diesem Falle vor allem handelt, wohl eurytherme Formen sind, jedoch eine ausgesprochene Neigung zum Leben in Warmwasser zeigen. Die mächtige, überwiegende Formenfülle in tropischen Gewässern und

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

die verhältnismäßig kümmerliche Entwicklung in gemäßigten und kalten Gebieten zeigt uns dies. Es erscheint daher wahrscheinlich, daß die in den kälteren Gewässern entstandenen Formen Dalmatiens eher dazu neigten, zur Ebene und zum wärmeren Wasser zu wandern als umgekehrt. Im übrigen zeigt uns auch das Vorhandensein der südägäisch-kleinasiatischen Untergattung *Leucos* auf der Apenninenhalbinsel, daß eine Wanderung vom Osten nach Westen stattgefunden haben muß. Von Dalmatien wanderte zu: *Barbus meridionalis, Scardinius scardafa* und *dergle* (Berechtigung letzterer in systematischer Hinsicht zweifelhaft) und *Squalius cavedanus* und *albus* (letztere systematisch fraglich). Dazu kommt noch als südägäischer Einwanderer *Leucos aula.*

Alle diese Formen können sowohl prä- als auch postglazial eingewandert sein, ja es kann im Bereiche der Möglichkeit liegen, daß auch jetzt noch einzelne Formen von Osten nach Westen vordringen. Allerdings war wohl die Postglazialzeit mit ihrem großen Wasserreichtum für eine Wanderung der Süßwasserfische weit mehr geeignet.

Endlich können wir auf der Apenninenhalbinsel noch einige jüngste mitteleuropäische Einwanderer feststellen, welche sich in nichts von den Formen ihres ursprünglichen Verbreitungsgebietes unterscheiden. Es sind dies: *Cyprinus carpio, Carassius carassius, Tinca tinca, Phoxinus phoxinus, Cobitis taenia, Nemachilus barbatulus, Esox lucius, Lota lota, Perca fluviatilis.* Die ersten zwei Arten sind allerdings, weil Nutzfische, als zoogeographische Objekte auszuschalten, da eine künstliche Verbreitung durch den Menschen allzumöglich ist. Anders liegen die Verhältnisse bei den übrigen Formen: Ihr Vorhandensein auf der Apenninenhalbinsel können wir uns nur durch eine späte, postglaziale Einwanderung erklären. Es sind dies allerdings auch lauter Fische, welche nördlich der Alpen bis hoch in die Flußoberläufe vordringen, auch in den Vorlandseen unserer Alpen angetroffen werden, somit als eurytherme Formen anzusehen sind.

Die Besiedlung der Apenninenhalbinsel mit Süßwasserfischen erfolgte daher zu zwei verschiedenen Zeiten von zwei verschiedenen Richtungen: Einerseits präglazial von Mitteleuropa her, wodurch endemische vikariierende Unterarten entstanden, sowie postglazial, wodurch unveränderte mitteleuropäische Arten auf die Halbinsel gelangten; anderseits von der Balkanhalbinsel her, wodurch einerseits dalmatinische, anderseits thrakophrygische Formen auf der Apenninenhalbinsel auftreten. Dies kann sowohl prä- als auch postglazial eingetreten sein.

III. Die Pyrenäenhalbinsel.

Die Pyrenäenhalbinsel ist bezüglich ihrer paläogeographischen Entstehung kein einheitlicher Bestandteil des europäischen Festlandes, sondern war in einzelnen Erdperioden teilweise mit Afrika verbunden gewesen.

Der südliche Teil stand noch während des mittleren Tertiärs bis zur andalusischen Straße, mitunter auch bis zur Duerostraße mit

dem westlichen Teile Nordafrikas, der Berberis, in Verbindung. Der nördliche Teil war bis zum Pliozän durch schmale Meeresarme, welche von der Thyrrhenis zur Atlantik zogen, wenigstens zeitweilig von Europa isoliert. Bevor in dieser Richtung eine Landverbindung geschaffen wurde, bestand bereits eine solche mit Afrika, so daß die Möglichkeit eines Übergreifens nordafrikanischer Formen auf die Pyrenäenhalbinsel bestand. Erst spät, im oberen Tertiär, trat im Süden der jetzigen Gibraltarstraße die Rifstraße auf, während sich jene erst später bildete.

Erst seit dem unteren Pliozän konnten also infolge dieser Verhältnisse mitteleuropäische Süßwasserfische auf die iberische Halbinsel gelangen. Entsprechend unserer früheren Darlegung über den Zeitraum, der zur Bildung endemischer Arten notwendig ist, finden wir hier eine ziemliche Anzahl von Artendemismen, welche seit diesem Zeitpunkte, kaum beeinträchtigt durch die Eiszeit, sich entwickeln konnten.

Allerdings gibt es hier, entsprechend der zu kurzen Zeit, keine einzige endemische Gattung.

In anderen Tierklassen hatte man schon lange einen nordafrikanischen Einfluß im südlichen Teile der Halbinsel festgestellt und ich kann auch in der Gruppe der Süßwasserfische einen solchen nachweisen. Auch zeitlich ist die Süßwasserfischfauna der iberischen Halbinsel nicht einheitlich entstanden, da wir auch hier verschiedene Etappen der Zuwanderung, die sich dann in systematischen Veränderungen ausdrücken, finden werden.

Als erste Gruppe will ich jene Arten der Gattung *Barbus* erwähnen *(B. bocagei* und *comiza)*, welche in ihren systematischen Merkmalen den nordafrikanischen Barben (ebenso wie *B. albanicus* auf dem Westbalkan) näherstehen als den europäischen Formen; ferner dazu noch die Gattung *Paraphoxinus*.

Seinerzeit hatte ich einer Revision der mittel- und südeuropäischen *Barbus*-Arten, welche vollkommen unvoreingenommen von rein systematischen Gesichtspunkten durchgeführt worden war, die Vermutung ausgesprochen, daß *B. bocagei* Steind. vielleicht identisch mit der nordafrikanischen Art *B. callensis* sei. Ich glaube nunmehr, daß sich diese beiden Formen kaum artlich unterscheiden und einander sehr nahestehen. Lediglich die Maximalgröße der beiden Arten ist verschieden.

Bezüglich der Form *B. comiza* ist zu bemerken, daß sie ebenfalls in den Formenkreis von *B. callensis* fällt und infolge der extremen oberständigen Entwicklung ihrer Mundöffnung, die wir schon bei *B. callensis* angedeutet finden und die wir bei einigen nordafrikanischen *Barbus*-Arten antreffen, als die am weitesten abgeänderte Form anzusehen haben. Ihre Jugendformen stimmen überraschend stark mit solchen von *B. bocagei* überein und sind nur an einem kleinen Unterschiede auseinanderzuhalten. Die geographische Verbreitung dieser beiden Arten, welche zweifellos afrikanischer Herkunft sind, wird nach Norden zu durch eine Linie begrenzt, welche ungefähr der ehemaligen Duerostraße entspricht.

© Verlag Akademie der Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Ebenfalls als einen afrikanischen Rest möchte ich die Gattung *Paraphoxinus* mit der von Steindachner festgestellten Art »*hispanicus*« ansehen. Besonders diese iberische Form weist in ihren Merkmalen weit mehr zur Gattung *Phoxinellus* als die dalmatinischen Arten, welche infolge der stark abgeänderten Lebensbedingungen auffallende Spezialisierungen zeigen. Immerhin ähnelt die spanische Form in vielen Punkten am meisten den weniger spezialisierten Formen Dalmatiens, mit gutentwickeltem Schuppenkleide. Ihr Vorhandensein auf der ibirischen Halbinsel fasse ich als ein Gegenstück zu ihrer Verbreitung auf dem Westbalkan auf und ich betrachte als Ursache dieser Verbreitung dieselben Umstände, welche ich als maßgebend für das Vorhandensein afrikanischer Barbenarten an diesen beiden Punkten Europas angesehen habe.

Die zweite Gruppe umfaßt zwei Formen, *Leucos aula arcasii* Steind. und *Barbus meridionalis meridionalis guiraonis* Steind. Es ist leicht anzunehmen, daß diese beiden Formen aus dem westlichen Teil der Balkanhalbinsel im Ausgange des Tertiärs oder auch noch später auf die Pyrenäenhalbinsel entlang der Mittelmeerküste vorgedrungen sind, besonders, da in manchen Zeiten infolge Zurückweichens des Mittelmeeres die Landverbindung zwischen Mitteleuropa und der Halbinsel eine breitere war. Gerade bei *B. meridionalis meridionalis* sehen wir den Weg des Vorrückens noch durch das Vorhandensein der Art im östlichen Teile Südfrankreichs gekennzeichnet und ist auch, anschließend an diese Verbreitung, diese Form (infolge einer zu geringen Abweichung von der typischen Form als selbständige Art eingezogen), auf die Ostseite der Halbinsel beschränkt. Auch bei *Leucos arcasii* Steind. sind die Abänderungen der Merkmale gegenüber *Leucos aula* sehr geringfügig, so daß die Isolierung wohl erst durch die Auffaltung der Pyrenäen bedingt wurde, also relativ jungen Datums ist.

Die dritte Gruppe setzt sich aus Formen zusammen, welche nach Schwinden der trennenden Meeresarme im unteren Pliozän von Mitteleuropa her auf die Halbinsel vorgedrungen waren. Obwohl als Arten beschrieben, sind sie doch als so nahestehend den entsprechenden mitteleuropäischen Arten anzusehen, daß ihre systematischen Unterschiede für eine artliche Trennung kaum ausreichen. Es sind dies: *Chondrostoma polylepis, Leuciscus arrigonis* und *Barbus graellsii*, alle von Steindachner beschrieben. Diese Arten sind von *Ch. nasus, L. rutilus* und *B. barbus* herzuleiten. Bezüglich der Barbenart möchte ich erwähnen, daß ich sie bei meiner seinerzeitigen Revision als eine Unterart von *B. meridionalis* auffaßte. Nunmehr bin ich jedoch nach einer neuerlichen Durchsicht der Überzeugung, daß sie eine solche von *B. barbus* ist. Dafür spricht vor allem die Tatsache, daß der dritte ungeteilte Strahl der Rückenflosse bedeutend stärker verknöchert ist, wie bei *B. meridionalis* und daß er in manchen Fällen eine, wenn auch geringe, Zähnelung an seiner Hinterkante zeigt. Dies letzteres hatte bereits Steindachner festgestellt, doch war seine diesbezügliche Angabe von mir nicht genügend gewürdigt

worden. Deshalb möchte ich jetzt diese Art als eine Unterart von *B. barbus* auffassen.

Schließlich finden wir als letzte Gruppe einige unveränderte mitteleuropäische Fischarten vor: *Cyprinus carpio, Tinca tinca, Carassius carassius, Squalius cephalus* und *Cobitis taenia.* Die drei ersten sind allerdings, als Nutzfische, nicht zu berücksichtigen, doch sind die zwei anderen als Beweis anzusehen, daß postglaziale Zuwanderungswege vorhanden gewesen sein müssen. Diese beiden Formen steigen bei uns bis hoch in die Bäche empor, so daß ein Übertritt über unscharfe Wasserscheiden der Postglazialzeit gerade bei ihnen möglich erscheint.

Über die Pyrenäenhalbinsel ist deshalb abschließend zu sagen, daß die Zuwanderung von Süßwasserfischen von drei verschiedenen Richtungen zu verschiedenen Zeiten erfolgte. Zuerst traten afrikanische Formen von Süden her auf, dann erfolgte im Pliozän eine Zuwanderung von Mitteleuropa und vom Westbalkan her und schließlich drangen noch zwei Formen postglazial von Mitteleuropa her auf die iberische Halbinsel vor.

Zusammenfassung.

Wenn wir nun eine kurze Zusammenfassung des Ursprungs der südeuropäischen Fischfauna geben wollen, so ist folgendes zu sagen:

Im großen und ganzen stammt diese Fauna von Formen Mitteleuropas her, welche in verschiedenen Etappen zuwanderten und dementsprechend verschiedene systematische Veränderungen erfuhren.

Im Süden der iberischen Halbinsel und im Westen der Balkanhalbinsel können wir einen alten afrikanischen Einfluß erkennen, der durch seinerzeitige eurafrische Landverbindungen erklärlich ist.

Schließlich wanderten schon früh einige kleinasiatische Formen in die Südägäis ein, von denen eine bis nach der Pyrenäenhalbinsel vordrang.

Schriftennachweis.

1. Th. Arldt, Paläogeographie I und II, 1922.
2. S. Berg, Herkunft der Fischfauna des Amurflusses. Zoolog. Jahrb., System., Bd. XXXII, 1912.
3. C. Bonaparte, Ikonographie della Fauna italiana, 1856.
4. A. Boulenger, Freshwaterf. of Africa, I,. II, III, 1915.
5. A. Günther, The study of fishes, 1880.
6. B. Hanko, Fische aus Kleinasien. An. mus. hung., 1924.
7. J. Heckel, Süßwasserf. der österr.-ungar. Monarchie, 1849.
8. R. Jeannel, Revis. d. Choleva. Journ. entom., XXXII, No. 1.
9. St. Karaman, Herkunft der Süßwasserf. unseres Karstes. Glasnik zem. Muzeja, XXXV, 1923.
10. — Pisces Macedoniae. Split, 1924.
11. O. Koller, Krit. Übers. südeurop. Barben. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, XIII, 1926, 5 und 6.
12. — Fische aus Griechenland. Zool. Anz., LXX, 9/10.
13. J. Palacky, Verbreitung der Fische. Prag, 1921.
14. — Geol. Gesch. d. europ. Fischfauna. Sitzungsber. d. böhm. kgl. Ges. d. Wiss. Prag, 1886.
15. H. Spandl, Tierwelt d. Unterird. Gew. Wien, 1926.
16. F. Steindachner, Süßwasserfauna von Spanien und Portugal. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, 1865 bis 1868.
17. — Beitr. z. K. d. Süßwasserfauna d. Balkanhalbinsel. Denkschr. d. Akad. d. Wiss. Wien, LXIII, 1895.